

生物進化における自然選択の最適性

—変動環境と幾何平均適応度—

吉村 仁, 岡部 拓也, 伊東 啓

生物における行動・生活史の進化の問題は、従来、平均効率や最適配分など平均概念を基準としたいわゆる（算術）平均適応度に基づいて考えられていた。しかしながら、その後、生物においてリスクヘッジやリスク分散など、平均概念では理解困難な戦略の最適性が明らかになってきた。そして、1991年に Yoshimura と Clark は幾何平均適応度が従来の平均適応度とは独立の概念であることを示した。これらの結果から、幾何平均適応度が変動環境で絶滅するかを問う長期的最適化の尺度であり、従来の算術平均適応度は安定環境で絶滅がないことを前提とした短期的最適化の尺度であることがわかった。ここでは、これら自然選択による生物の適応進化の最適性を環境不確定性の観点から概説する。

キーワード：自然選択理論、適応進化、最適性、適応度、環境の不確定性、幾何平均適応度

1. はじめに

ダーウィン (Darwin) は、1856 年に自然界に存在する選択過程によって生物は進化すると考えて、自然選択 (natural selection) 理論を提唱した [1]。ダーウィンによって最初に提唱された自然選択理論が、遺伝子 (のちには DNA) の発見など大きな生物学史上の成果を組込むかたちで、集団遺伝学をコアとした生物の適応進化の基本理論「進化の総合説 (総合学説)」が確立された [2, 3]。総合説とは「遺伝子の突然変異が生存や繁殖に有利な場合、その遺伝子が生物集団 (個体群) 中に広がることで、従来の (野生) 遺伝子に置き換わり、生物は進化する」というもので、新ダーウィン主義 (Neo-Darwinism) とも呼ばれる。生存・繁殖にどれだけ有利かという尺度を適応度と呼び、適応度の平均が高い遺伝子や個体がより多くの子孫に、その遺伝子や個体の形質を残すと考える。そのため、平均適応度 (mean fitness) は期待繁殖成功度 (expected reproductive success) とも呼ばれる。このように、自然選択は平均適応度を最大化する最適過程であると考えられている [4, 5]。

よしむら じん
静岡大学 (名誉教授)
〒432-8561 静岡県浜松市中区城北 3-5-1
yoshimura.jin@shizuoka.ac.jp
おかべ たくや
静岡大学大学院工学研究科電子物質科学専攻
〒432-8561 静岡県浜松市中区城北 3-5-1
okabe.takuya@shizuoka.ac.jp
いとう ひろむ
長崎大学熱帯医学研究所国際保健学分野
〒852-8523 長崎県長崎市坂本 1-12-4
ito.hiromu@nagasaki-u.ac.jp

進化の総合説では、まず、遺伝子には突然変異が時々起こり、集団全体として遺伝的変異が蓄積される。そして、その遺伝子の割合 (遺伝子頻度) は、自然選択によって変化する。現在多くを占める遺伝子を野生遺伝子と呼ぶ。遺伝モデルでは、新しい突然変異遺伝子の頻度が増えて野生遺伝子に置き換わるか、それとも最終的に減少して消えるかを解析する。しかしながら、総合説の時代の集団遺伝学における進化モデルには、さまざまな数学上の仮定 (前提) が必要であった。もっとも重要な仮定が遺伝子頻度に関する仮定である。集団遺伝学の基本的な遺伝モデルでは、遺伝子頻度を扱うために、数学的に無限集団を仮定しており、生物集団 (個体群) サイズの増減は考えていない。この遺伝モデルにもとづき、キイロショウジョウバエ (*Drosophila melanogaster*) をモデル生物とした集団遺伝学の実験的研究が世界中で 1990 年代まで実施されてきた [2, 3]。このような初期の基本的な遺伝モデルでは、環境は一定 (定常的) として扱い、生物集団 (個体群) の個体数変動やその結果の絶滅を扱うことはできなかった。

19 世紀初頭から、環境という概念が明確になるにつれて、生物とそれを取り囲む環境の関係を扱う生態学が、生物学および自然史科学から分離して確立されてきた。実は、ダーウィンが「種の起源」を書いた時代には、環境という概念自体が存在しなかった。ダーウィンは、自然選択 (natural selection) を家畜や穀物・野菜の人為選択 (artificial selection) に対比していることから、周りの自然が選択すると考えていたと思われる。その点からすると、自然選択は、現代的には環境選択と呼んでもよいかもしれない。つまり、人間が選抜 (選択) することを人為選択、自然 (環境) が選択す

ることを自然選択または環境選択と区別できる。生態学では、生物がどのような環境で、どのような形質を進化させ、どう適応したかを研究してきた [6, 7]。とくに環境との関わりの中で、個体数がどのように変動するかを扱う個体群生態学では、ロトカ・ヴォルテラ方程式などのさまざまな数理モデルが発展してきた [6]。このように、生態学では、常に環境との関係を考え、個体数の変動や絶滅を問題としてきたのである。

人間やほかの生物にとっても環境は常に不確かで変化・変動している。環境の不確定性は、すべての生物が存続・進化していくうえで避けられない制約条件である。気温や天候、火山活動、地震などの自然の物理環境だけでなく、同種他個体や病原微生物などほかの生物などの生物環境も常に変化・変動している。これらの環境の変化・変動が、自然選択における最適化にどのような制約を与えるかは、従来の総合学説ではほとんど考察されてこなかった。その理由は、集団遺伝学を中心とした進化の総合説が環境概念を含まなかったことに起因していると思われる。生態学や環境科学の発展とともに、進化生物学でも自然環境の変化・変動を考えざるを得なくなった。なお、ダーウィン自身が「種の起源」で自然選択を提唱したときに、自然環境の変化・変動を想定できていたかは不明である。

本稿では、環境の不確定性が自然選択の最適化過程に及ぼす影響を扱う確率論的自然選択理論を紹介する。そして、その応用として、従来の（算術）平均適応度では扱えなかった環境変動に対する長期的適応度の尺度である幾何平均適応度を紹介する。なお、本稿は主に吉村 (1995) [8], Yoshimura et al. (2009) のレビュー [9] および吉村の進化に関する二つの著書 [10, 11] を中心にまとめなおした論説である。

2. 環境不確定性と重み付け平均：確率論的自然選択理論 [12]

従来の進化の総合説では、自然選択は生物の適応において完全な最適性をもたらすと考えられていた。すなわち、生物から見ると自然選択により最適な形態・行動が進化すると思われていた。つまり、平均適応度が高ければ高い形質に進化すると考えられていた [2, 3]。そのため、総合説では、環境の不確定性を正しく扱うことができなかった。ところが、生物個体の表現型は、遺伝子型と環境の相互作用で決まり、その表現型が実際の自然選択の篩（ふるい）にかかるのである。表現型が環境の影響を受けずに、遺伝子型だけで決まるような一部のメンデル遺伝のような形質では問題ないが、

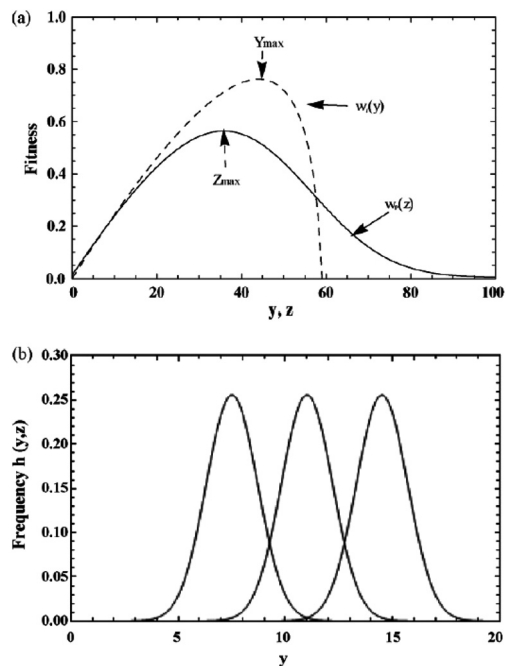


図 1 不確定性環境下における体長の表現型適応度ポテンシャルと遺伝子型適応度の比較（模式図、尺度は任意）
(a) 表現型の適応度ポテンシャル（点線）と遺伝子型の適応度（実線）。不確定性環境下の最適体長 Y_{max} （表現型 x_{max} ）より最適平均体長 Z_{max} （遺伝子型 m_{max} ）は小さくなる。(b) 体長（表現型）の確率分布（正規分布）。三つの平均体長（遺伝子型）を表示 [9]。

たとえば、体サイズ（身長・体重）のように、生物個体の経験してきた環境と遺伝子型の両者で決まるような多くの表現型は環境変異の影響を受けてしまう。そのため、同じ遺伝子型の個体群を見ると体サイズのような表現型は確率分布をしめすことになる。次世代に遺伝するのは遺伝子型なので、自然選択の最適化プロセスはこの遺伝子型が主体となる。そのため、遺伝子型の最適性が問題になる [12]。ここでは、この環境の不確定性を組込んだ確率論的自然選択理論の原理を動物の体長を例にとって説明する [8, 9]。

2.1 表現型の適応度ポテンシャル

ここでは、最適性の尺度を表現型と遺伝子型で区別するために、表現型では可能性を意味する「適応度ポテンシャル」と呼び、遺伝子型では「適応度」と呼ぶことにする [12]。動物は体長により適応度ポテンシャルが異なる。一般に、適応度ポテンシャルは、低い個体は小さく、高い個体は大きい。体長 x の関数として適応度ポテンシャル f を表す (図 1(a))：

$$f = f(x) \quad (1)$$

適応度ポテンシャルが最適値の付近でどのように変

化するかは、その動物の環境によって異なる。動物の体長（表現型）には物理的限界があり、どのように餌を与えてもそれ以上は大きくならないという上限が存在する。一般にこの適応度ポテンシャルは、ただ一つの最適サイズをもつ一山関数（単峰型）となる。最適体長 $x_{\max}$ （ここで、 $f(x_{\max}) = \max \{f(x)\}$ ）は、最大体長の限界に近いと考えられるので、適応度ポテンシャルは最適値を超えると急激に低くなると想定できる（図 1(a)、図の $Y_{\max}$ が $x_{\max}$ に相当）。

表現型の適応度ポテンシャル f は、その形質をもった個体の繁殖成功率なので、理論的に定まる関数ではなく、野外や実験から推定する関数である。Yoshimura and Shields [12] の例で取り上げた、花から花粉が飛んで受粉する距離の最適性の問題では、適応度ポテンシャルは近交弱勢（親子交配など近親交配による適合不和）と外交弱勢（遺伝的に遠すぎる個体間の遺伝的不適合）の和になるので、やはり一山関数が想定される。また、鳥の産卵数「クラッチサイズ」 n （一腹産児数）のように離散形質の場合には、適応度ポテンシャルは離散関数（ $f = f(n)$ ）となる。

2.2 表現型の確率分布

体長の表現型は、遺伝子型と各個体の経験する環境により決まるため、一定とはならず、環境変異を反映して、確率分布すると考えられる。体長の遺伝子は、実際には多数の遺伝子が関与する複雑な量の形質遺伝子であるが、簡単のために、遺伝子型は平均体長を m とする分散一定の正規分布で近似できると仮定する（図 1(b)）。

$$h = h(x, m) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(x-m)^2}{2\sigma^2}\right) \quad (2)$$

つまり、平均体長 m は遺伝子型によるが、確率分布の形は正規分布であらわされると考える [9, 12]。なお、体長には上限と下限があるので、厳密には正規分布は使えない。

2.3 遺伝子型の適応度

ある遺伝子型の適応度は、表現型の適応度ポテンシャルと確率分布から計算できる。一つの遺伝子型の適応度 $w(m)$ を求めるには、各々の体長における適応度ポテンシャルとその確率（頻度）を掛け合わせて、体長分布全体にわたって足（積分）していけばよい：

$$w(m) = \int_0^{\infty} f(x)h(x, m)dx \quad (3)$$

積分（総和）の範囲 $(0, \infty)$ は、正確には体長サイズの範囲 $(\min \{x\}, \max \{x\})$ である。遺伝子型である平均体長の適応度 $w(m)$ は、このように表現型の確率分

布の重み付け平均となる。ここで $w(m)$ は、体長 x が連続的な形質のため x についての積分式 $\int$ になるが、クラッチサイズのような離散形質（ n ）の場合は、積分式ではなく、 n についての加算式 $\sum$ となる。

自然選択は、遺伝子型によって選ばれるので、問題となるのは、最適平均体長 $m_{\max}$ （ここで、 $w(m_{\max}) = \max \{w(m)\}$ ）である。数学的（論理的）には、 $w(m)$ と $f(x)$ は異なる関数なので、最適平均体長 $m_{\max}$ （遺伝子型）と最適体長 $x_{\max}$ （表現型）は一致しない。両者の差は、数値的には、適応度ポテンシャル f の関数の形と表現型の確率分布 h の形に大きく影響される。特に、二つの関数のわい度（skewness）が大きくかわってくる。体長の例では、確率分布 h はわい度ゼロであるが、適応度ポテンシャル f は、わい度が負に大きいので、最適平均体長 $m_{\max}$ は最適体長 $x_{\max}$ より相当小さくなる（図 1(a)、図の $Z_{\max}$ が $m_{\max}$ に相当）[12]：

$$m_{\max} \ll x_{\max} \quad (4)$$

同様に、適応度ポテンシャル f が最適体長 $x_{\max}$ を中心にほぼ左右対称で、わい度がゼロに近くても、たとえば、花粉の飛ぶ距離の頻度がゼロ（自家受粉）でもっとも高く、遠ざかるにつれて低くなる「片流れ」の確率分布では、わい度がプラスに非常に大きくなるので、式 (4) のように最適平均分散距離は最適分散距離より相当小さくなる。両方の関数が、偶然、左右対称だったり、わい度がほぼ等しく、最適遺伝子型が最適表現型と一致する場合もあるかもしれないが、環境変異により表現型が確率分布をもつ場合には、この二つの関数を分けて考える必要がある。

以上のように、進化にかかわる遺伝子型の最適性は、自然選択が実際に働いている個体レベルの環境の中での表現型の最適性とは本質的に異なる。一般的に、表現型の最適値は、遺伝子型の最適値からずれている。環境不確定性を踏まえた自然選択の次世代への影響を考えると、その結果の確率分布による重み付け平均が、遺伝子型の真の最適性を決める。集団遺伝学では、環境は一定不変という仮定を置いていたために、環境不確定性（環境変異）を扱うことが難しかった。そのため、遺伝子型である平均形質と個体の表現型である最適形質は一致すべきだとの考えが一般的であった（たとえば、Price and Waser [13]）。

3. 自然選択の最適性尺度

自然選択を最適化プロセスと考えたとき、その目的

関数（最適化基準）は何かという問題がある。1990年代以前は、進化の総合説において、自然選択の目的関数は算術平均適応度が唯一と考えられてきた。ところが、Yoshimura and Clark [14] は 1991 年に幾何平均適応度は従来の算術平均適応度とは独立の目的関数であることを示した。なぜ二つの独立の目的関数が存在するのか。それは、どのようなプロセスにおいて自然選択が起こるかという違いに起因する。ここでは、二つの尺度の違いを歴史背景も含めて説明する。

3.1 算術平均適応度

従来の算術平均適応度の概念は、主に集団遺伝学を中心に 20 世紀中ごろに確立されてきたが、次世代での遺伝子および遺伝子型の最適性を考えている [2, 3]。次世代なので、環境もそれほど変化しないし、集団サイズ（個体数）もそれほど変化しない。そのため、集団（個体群）の個体数は一定、環境は一定と仮定し、遺伝子のダイナミクスに注目して、遺伝子頻度の推移を数学的に扱うことになる。まず、遺伝子頻度を数学的に厳密に扱うために、無限個体群を想定する。野外の実際の個体群が 100 個体以上の場合には、この想定はそれほど問題にならないと考えられた。

平均適応度は、以下のように表現できる。ここでは、簡単のために、細菌など遺伝子が一組しかない一倍体生物を考えよう。ある遺伝子 x の平均適応度 $w(x)$ は、次世代への貢献なので、以下の式で表現できる（ N は個体数）：

$$w(x) = \frac{1}{N} \sum_{i=1}^N f(x_i) \quad (5)$$

ここでは、ある集団（個体群）の中で、遺伝子 x をもつ個体すべての適応度ポテンシャルの算術平均が、その遺伝子 x をもつ個体群の平均適応度と定義される。遺伝子 x の代わりにある親 x と考えると、親の平均適応度は、すべての子の適応度ポテンシャル（貢献度）の平均と考えることもできる。もちろん、人間など多くの生物は 2 倍体生物（生存に必要な遺伝子セットを二つもつ）のため、式 (5) は遺伝子型ごとに考える必要があり、遺伝子の適応度の計算は少し複雑になる。従来の遺伝子モデル（式 (5)）においても、表現型がメンデル遺伝のように遺伝子型のみで決定せずに、環境作用を受ける場合には、その不確実性を考慮した前述の確率論的自然選択理論（式 (3)）に基づいて計算する必要がある [8, 12]。

実際の野外研究では、平均適応度をしばしば期待繁殖成功率と呼び、親が生んだ子が成長して成体（大人）

になる数について考えている。一般に親はオス・メス 2 個体なので、2 個体が成体に達した場合では個体数に正味の増減がなく、平均で 2 個体を超す場合に親のもつ遺伝子が増加できる。難しいのは、全体の個体数が増減する場合で、突然変異型の個体数が減少しても、合計個体数がそれ以上減少すると、突然変異遺伝子の頻度は上昇してしまう。つまり、個体数の増減は、遺伝子頻度モデルでは扱えない。

3.2 幾何平均適応度

多くの自然個体群（集団）は、多くの世代にわたって、気象・天候などの長期的な環境変動を経験する。さらに、ほかの生物環境も多く世代を経て変化する。このように、世代間で環境が大きく変化する場合には、個体群自体が大きく変動を伴う。そのため、長期的にどのような生活史・形質をもった個体が生き残るかは、集団遺伝学では扱うことが難しかった。Yoshimura and Clark [14] は、成長率の幾何平均、すなわち幾何平均適応度が、算術平均適応度の概念とは独立の自然選択理論の適応度であることを示した。これは、確率論的自然選択理論の世代間への応用である。つまり、環境の不確実性が、ここでは世代間の確率分布となって現れる。

幾何平均適応度は、次のように、ねずみ算で理解できる [10, 11]。1 匹のメスネズミが毎世代平均 2 匹のメス（同数のオス）を産むと仮定する。ここで、安定した環境では、三世代後には、 $2 \times 2 \times 2 = 8$ 匹となるが、環境が変動した場合には、 $2 \times 3 \times 1 = 6$ 匹となるかもしれない。変動環境では、一世代あたり $(2 \times 3 \times 1)^{1/3} = 1.82$ 匹の増殖率となる。つまり、成長率の算術平均は 2 倍であるが、実際の 1 世代あたりの成長率は、環境変動の影響を受けると低くなってしまう。数学的にも幾何平均は少しでも変動があると算術平均よりも低くなる。これが、長期的な生物の最適性である。

幾何平均適応度を昆虫のような離散世代で、一つの遺伝子型の個体群動態で考えよう [14–16]。 t 世代の個体数を N_t 、積算成長率（増殖率）を r_t とすると、次の $(t+1)$ 世代の個体数 N_{t+1} は、

$$N_{t+1} = r_t N_t \quad (t = 0, 1, 2, \dots). \quad (6)$$

ここで、積算成長率（増殖率） r_t は、同形の分布をもつが独立のランダム変数とする。式 (6) より、 t 世代の個体数 N_t は、

$$N_t = \prod_{i=0}^{t-1} r_i N_0. \quad (7)$$

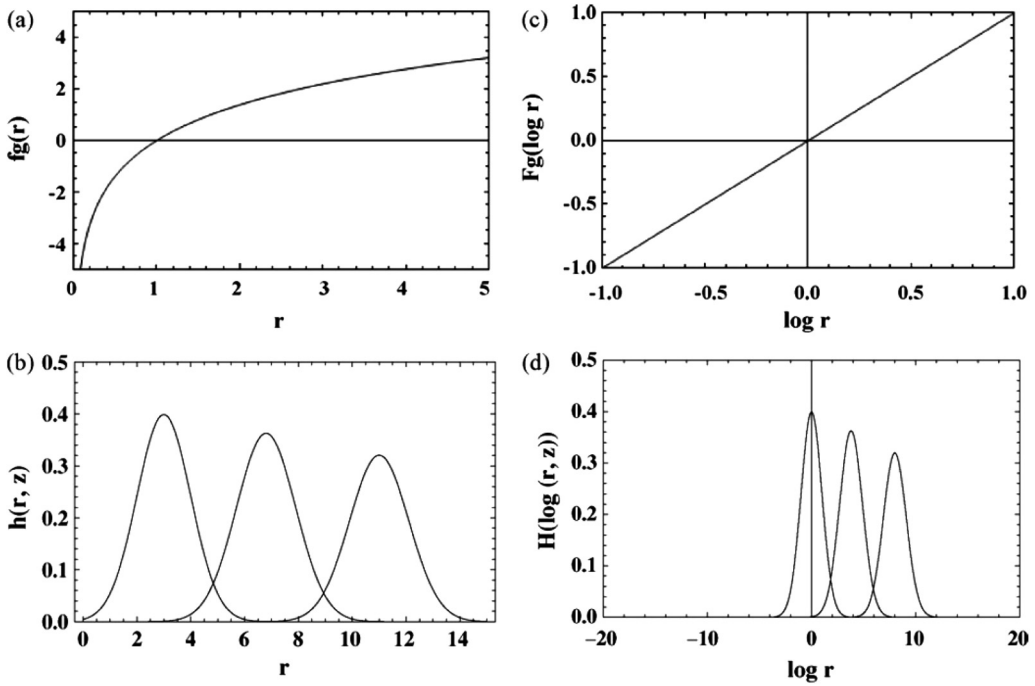


図2 幾何平均適応度の対数軸表示とその確率分布
(a) 成長率の適応度関数 $\log r$. (b) 遺伝型の確率分布の三つの場合. (c) (a) を $\log$ 変換したもの. (d) (b) を $\log$ 変換したもの. 成長率の適応度関数 $\log r$ は対数軸 $\log r$ 上では直線 (c) となるが, その確率分布は正規分布 (d) となる [9].

幾何平均適応度は, 前述の重み付け平均 (3) 式の世代間の成長率における確率分布への応用である. この式より最終的な個体数は成長率の積に依存することがわかる. ここで, 1 世代あたりの成長率として幾何平均適応度 $G(r)$ が定義できる.

$$G(r) = \left(\prod_{i=0}^{t-1} r_i \right)^{\frac{1}{t}} = \prod_j r_j^{P_j} \quad (8)$$

ただし, P_j は r_j の起こる確率を表す. つまり, 幾何平均適応度のもっとも高い遺伝子型が自然選択のプロセスにより長期的には存続する.

$$G(r) \longrightarrow \max \quad (9)$$

$G(r)$ は単調増加関数なので, $G(r)$ の最大化はその対数の最大化に等しい. ゆえに,

$$\log G(r) = \sum_i P_i \log r_i = E\{\log r\} \quad (10)$$

$$\log G(r) \longrightarrow \max. \quad (11)$$

ただし, E は期待値 (算術平均) である. つまり, 毎世代の成長率の対数を加算的な適応度とみなすことができる. ここで, 積算成長率 r を対数正規分布に従う

ランダム変数と仮定すると, 対数軸上では, $\log r$ は線形関数となり, $\log r$ の確率分布は正規分布となる (図 2).

自然選択の最適性は, 平均適応度に集約されていると考えられてきたこともあり, リスク分散戦略やリスク回避戦略なども平均適応度の枠内か若干の例外的なケースと思われていた. しかし, 1991 年に幾何平均適応度が算術平均適応度とは独立の最適化基準であることが明らかになった [14]. 従来の算術平均適応度は, 絶滅を想定しないとき, 個体数が一定のときに野生型が突然変異型に置き換わる比較的少数の世代間での進化プロセスをとらえている. 幾何平均適応度は, より長期的な世代間の進化プロセスを対象としており, どんな戦略がより長期に存続するかに焦点を当てている. 特に, モンシロチョウのメスのばらまき産卵戦略 (図 3) [15] や鳥のメスの浮気戦略 [17] のように, 親から見て, 子孫が将来繁栄するような戦略が長期的には最適となる.

4. 今後の展望

自然選択の最適性指標には, 従来の算術平均適応度に加えて, 幾何平均適応度があることがわかってきた. これら二つの最適性がどのような進化を引き起こすか

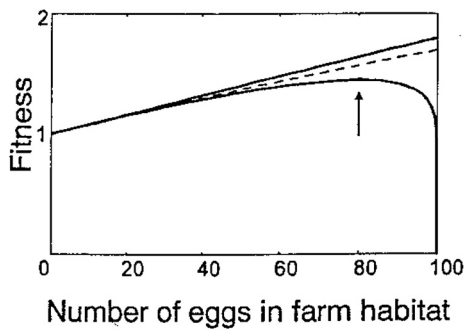


図3 モンシロチョウのばらまき産卵戦略の幾何平均適応度
モンシロチョウのメスが100卵すべてキャベツ畑に産卵してしまうと、幼虫は殺虫剤散布や収穫によって全滅してしまう。また、すべて小さな野草に生むと、幼虫は餌に飢えて、やはり全滅してしまう。ある割合の混合戦略のときに幾何平均適応度は最大で1より大きくなり、長期的に存続できる [15]。

を考えると、二つの進化原理が見えてくる [11]。

- 進化の第1原理（目的関数：幾何平均適応度）：長期にわたって絶滅を回避して存続するという変動環境への適応。
- 進化の第2原理（目的関数：算術平均適応度）：多くの世代、絶滅の可能性のない個体群の中で、ほかの戦略より有利な戦略の進出。

このように、従来信じられていた進化の総合説では、進化の第2原理にそった戦略を見ていた。算術平均適応度の最大化による短期的な適応には、より完全な適応や他者を出し抜く（利用する）もの（個体の戦略）が進化すると考えられる [10]。他者を利用する進化には、カッコウやクモバチの一部に見られるさまざまな種を利用する寄生者が例として挙げられる。幾何平均適応度は、算術平均適応度の短期的な適応と異なり、絶滅回避などのより長期的な視野の適応で、リスク分散やリスク回避の戦略が重要である [10, 11]。重要なポイントは、幾何平均適応度の最大化は、しばしば算術平均の最大化を犠牲にして起こることである。極地のように生存の極限にいるような生物は、しばしば、この幾何平均適応度の最適化が重要になる。たとえば、エスキモーに見られる赤ちゃん交換や吹雪の中での老人の自死など村落の存続に貢献する行動は、このような村落の絶滅回避であろう [10]。また、高山や極地の岩の上、針葉樹林の樹上にぶら下がる地衣類は藻類と菌類の共生体であるが、この共生がこのような過酷な環境での存続を可能としている適応と考えられる [10]。

算術平均適応度が、無限個体群や環境一定などいくつかの制約のうえでの最適化であるように、幾何平均適応度もいくつかの制約がある。幾何平均適応度のもつ

とも重要な制約は、ランダム変数である成長率 r が数学的にゼロとなる場合を扱えないことである。つまり、絶滅可能性がある場合、幾何平均 $G(r) = 0$ のために、解析不能になる。モンシロチョウ雌の産卵におけるリスク分散戦略 [15, 16] のように、特定の生息場所（ここでは農地のキャベツ畑）に殺虫剤散布のような生息場所全域の絶滅リスクがある場合には、幾何平均の計算が可能であるが、すべての戦略において同様な絶滅リスクがある場合は、絶滅リスクを幾何平均適応度に直接反映できない。地球誕生から46億年、その中でも生命の歴史を見ると激動と思われる環境変化が無数にあり、まさに生命の歴史は、誕生以来、大絶滅の歴史である。恐竜に代表される多数の生物の大絶滅とその後の進化の関係を数学的に扱うことはまだできていない。

進化史だけでなく、進化理論の大枠も大きな変革を迎えている。一つ目は、木村資生の中立説であろう [18, 19]。彼の提唱した中立説は、DNAに見られる多く（ほとんどすべて）の突然変異は表現型に全く反映されないことを指摘した。これにより、自然選択により選ばれる形質とDNA配列には大きなギャップがあることがわかった。また、最近、分子生物学の発展に伴い、進化理論を揺るがす大発見があった。それは、DNAのメチル化などのDNA上の修飾（マーカー）によるゲノムインプリンティングの発見である [20]。それらDNA上の修飾は、生物個体が生まれてから、環境によって付けられるものである。人間など多くの生物で、DNA修飾が多数見つっている。そのDNA修飾の中に次世代に遺伝するものがあることが近年確認された。まさに、半世紀以上前のルイセンコ学説に対する逆転判決である。このDNA上の獲得形質の遺伝は、当時、獲得形質の遺伝を提唱したルイセンコが正しかったことの証明となった。つまり、遺伝子の突然変異だけが遺伝する変異の由来というわけではなく、環境を変異原として獲得した遺伝形質も自然選択の対象となることがわかった。このように、進化理論も大きな変革の時代を迎えているが、今回説明した幾何平均適応度の最適化プロセスがこの獲得形質の進化にどのようにかかわるかは今後の課題であろう。

5. おわりに

ダーウィンの提唱した自然選択理論の数理モデル化は、20世紀中ごろ進化の総合説として確立されたが、これは算術平均適応度を目的関数とする最適化プロセスの数理理論であった。ここで重要なことは、算術平均

均を目的関数とする最適化は、本質的に静的最適化モデルである。その後 1991 年に幾何平均適応度を目的とする数理理論が提唱されたが、これは時間軸を考慮した動的最適化理論である。この違いは、OR の分野でも共通である。OR において線形計画や非線形計画など多くの理論は本質的に静的モデルである。従来の期待効用論やその拡張のゲーム理論の前提は、効用の期待値（平均値）の最適化である [21]。つまり、従来のゲーム理論は、本質的に静的モデルであり、実際の動的最適化から見ると近似値による予想でしかない。待ち行列など特殊な分野を除くと、本質的に動的最適化とみなせるものは、リチャード・ベルマンが一人で確立した動的計画 [22] とポントリャーギンの確率制御 (stochastic control) [23] である。この関係から、生物進化における最適化と OR における最適化の数学的な基礎は共通している場合が多いことがわかる。実際に、幾何平均適応度は、ベルマンの最適性原理の応用である。ただ、ベルマンは時系列上でのあらゆる時点で最適解を導いているが、生物進化の幾何平均適応度は、長期的な定常解である。

謝辞 この記事を発表する機会を作っていただいた日本オペレーションズ・リサーチ学会と東京理科大学の朝日弓未教授に心よりお礼を申し上げる。

参考文献

- [1] C. R. Darwin, *The Origin of Species*, John Murray, 1859. (八杉龍一 訳, 『種の起原, 上下巻』, 岩波書店, 1990.)
- [2] R. A. Fisher, *The Genetical Theory of Natural Selection*, The Clarendon Press, 1930.
- [3] D. Hartl, *Primer of Population Genetics*, Sinauer, 1981. (向井輝美, 石和貞男訳, 『集団遺伝学入門』, 培風館, 1987.)
- [4] J. Maynard Smith, “Optimization theory in evolution”, *Annual Review of Ecology and Systematics*, **9**, pp. 31–56, 1978.
- [5] G. A. Parker and J. Maynard Smith, “Optimality theory in evolutionary biology”, *Nature*, **348**, pp. 27–33, 1990.
- [6] G. E. Hutchinson, *An Introduction to Population Ecology*, Yale University Press, 1978.
- [7] R. E. Ricklefs and G. L. Miller, *Ecology*, 4th edition, W. H. Freeman and Company, 2000.
- [8] 吉村仁, “環境の不確定性と自然淘汰,” 日本生態学会誌, **45**, pp. 185–190, 1995.
- [9] J. Yoshimura, Y. Tanaka, T. Togashi, S. Iwata and K. Tainaka. “Mathematical equivalence of geometric mean fitness with probabilistic optimization under environmental uncertainty,” *Ecological Modelling* **220**, pp. 2611–2617, 2009.
- [10] 吉村仁, 『強い者は生き残れない—環境から考える新しい進化論—』, 新潮社, 2009.
- [11] 吉村仁, 『なぜ男は女より多く産まれるのか—絶滅回避の進化論—』, 筑摩書房, 2012.
- [12] J. Yoshimura and W. M. Shields. “Probabilistic optimization of phenotype distributions: A general solution for the effects of uncertainty on natural selection?” *Evolutionary Ecology*, **1**, pp. 125–138, 1987.
- [13] M. V. Price and N. M. Waser, “Pollen dispersal and optimal outcrossing in *Delphinium nelsonii*,” *Nature*, **277**, pp. 294–296, 1979.
- [14] J. Yoshimura and C. W. Clark. “Individual adaptations in stochastic environments,” *Evolutionary Ecology*, **5**, pp. 173–192, 1991.
- [15] J. Yoshimura and V. A. A. Jansen. “Evolution and population dynamics in stochastic environments,” *Researches on Population Ecology*, **38**, pp. 165–182, 1996.
- [16] V. A. A. Jansen and J. Yoshimura. “Population can persist in an environment consisting of sinks only,” *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**, pp. 3696–3698, 1998.
- [17] Y. Yasui and J. Yoshimura, “Bet-hedging against male-caused reproductive failures may explain ubiquitous cuckoldry in female birds,” *Journal of Theoretical Biology*, **437**, pp. 214–221, 2018.
- [18] M. Kimura, *The Neutral Theory of Molecular Evolution*, Cambridge University Press, Cambridge, 1983. (向井輝美, 日下部真一訳, 『分子進化の中立説』, 紀伊國屋書店, 1986.)
- [19] 木村資生, 『生物進化を考える』, 岩波書店, 1988.
- [20] K. Matsuura, “Epigenetic inheritance and a paradigm shift in evolutionary ecology,” *Population Ecology*, **62**, pp. 15–16, 2019.
- [21] J. von Neumann and O. Morgenstern, *The Theory of Games and Economic Behavior*, Princeton University Press, 1944.
- [22] R. E. Bellman, *Dynamic Programming*, Princeton University Press, 1957.
- [23] L. S. Pontryagin, V. G. Boltyansky, R. V. Gamkrelidze and E. F. Mishenko, *The Mathematical Theory of Optimal Processes*, Interscience, 1962 (translated from Russian 1969).